Vestnik zoologii, **42**(6): 535–542, 2008

УДК 591.41:599.32+612.55

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ СОСУДИСТОГО РУСЛА ХВОСТА ПОЛУВОДНЫХ ГРЫЗУНОВ КАК СОСТАВНОЙ ЧАСТИ СИСТЕМЫ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ

М. Ф. Ковтун, И. П. Закревская

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: zakrevskayai@gmail.com

Принято 4 июля 2008

Особенности организации сосудистого русла хвоста полуводных грызунов как составной части системы терморегуляции. Ковтун М. Ф., Закревская И. П. — Проведен морфофункциональный анализ организации сосудистого русла хвоста полуводных грызунов. Указаны особенности анатомо-гистологического строения магистральных и периферических сосудов, которые способствуют выполнению функции терморегуляции и делают сосудистое русло хвоста важным компонентом системы терморегуляции.

Ключевые слова: терморегуляция, кровеносные сосуды, полуводные грызуны, анастомоз.

Peculiarities of Organization of Vessel Bed of the Tail in Samiaquatic Rodents as Part a of Thermoregulation System . Kovtun M. F., Zakrevska I. P. — Morpho-functional analysis vessels bed of the tail samiaquatic rodents are given. Peculiarities of anatomical and histological structure of the main and peripheral vessels, which contribute to realization of thermoregulatory function and make blood vessels of the tail important part in the system of thermoregulation are noted.

Key words: thermoregulation, blood vessels, samiaquatic rodents, anastomosis.

Введение

Роль хвоста в терморегуляции, особенно полуводных животных, физиологами доказана однозначно (Johansen, 1962; Steen, Steen, 1965). В частности, Р. Йогансеном (Johansen, 1962) было установлено, что в условиях перегрева интенсивность кровотока по сосудам хвоста у ондатры увеличивается в 400 раз. За последние десятилетия в зарубежных изданиях вышло ряд работ по изучению сосудистых реакций в хвосте крысы на охлаждение и нагревание организма в целом и о роли нервных медиаторов в регуляции этих процессов (O'Leary et al., 1985; Owens, McAllen, 2000 и др.). Вместе с этим ни в одной из цитированных работ ничего не сказано о сосудистом русле хвоста, о тех его особенностях морфологии, которые обеспечивают функцию терморегуляции и существенное увеличение объема крови проходящей через сосуды хвоста в условиях перегрева. Дальнейшее изучение литературы показало, что специальные морфологические исследования кровеносного русла хвоста полуводных грызунов не проводились. В учебниках и руководствах по анатомии животных представлены данные лишь о магистральных сосудах хвоста.

Целью нашей работы было: исследовать организацию сосудистого русла хвоста полуводных грызунов с акцентом на те особенности его строения, которые делают этот орган довольно эффективной составной частью системы терморегуляции полуводных грызунов.

Материал и методы

Объектом исследования послужили представители отряда Rodentia, ведущие полуводный или околоводный образ жизни: ондатра (*Ondatra zibethica L., 1766*), нутрия (*Myocastor coypus* Mollina, 1782), бобр обыкновенный (*Castor fiber* L., 1758), полевка водяная (*Arvicola terrestris* L., 1758). Для суждения об особенностях сосудистой системы хвоста полуводных грызунов параллельно исследовались ряд видов наземных млекопитающих с различной экологией и функцией хвоста, в частности: крыса серая (*Rattus norvegicu*, Berkenhout, 1769), мышь домовая (*Mus musculus* L., 1758), емуранчик (*Scirtopoda telum* Lichtenstein, 1823), белка обыкновенная (*Sciurus vulgaris* L., 1776), кролик домашний

(*Oryctolagus cuniculus* L., 1758), бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus* L., 1758), крот европейский (*Talpa europaea* L., 1758).

Использовали общепринятые микро- и макроскопические методы исследований. Анатомические исследования кровеносного русла хвоста проводили путем инъекции сосудов различными пластичными и рентгенконтрастными массами, с последующим препарированием с помощью микроскопа МБС–9 и рентгенографии, зарисовывали общие схемы строения артериальной и венозной систем хвоста. Для изучения строения сосудистой стенки изготовляли гистологические препараты: срезы окрашивали гематоксилином по методу Ван-Гизон, методом Маллори, орсеином по Унна–Тенцеру и фукселином по Харту (Ромейс, 1953); морфометрию сосудов проводили при помощи микрометра МОВ–О, 1–15. При этом измеряли диаметр всего сосуда, диаметр его просвета, толщину стенки и отдельно каждой ее оболочки (наружной, средней и внутренней), определяли отношение толщины стенки сосуда к диаметру его просвета, а также индекс Керногана. Полученные данные исследований обрабатывали статистически (Рокицкий, 1973).

Результаты анатомо-гистологических исследований

Сравнительное исследование сосудистого русла хвоста полуводных грызунов и некоторых наземных животных свидетельствует, что топография и строение магистральных сосудов (непарных — срединной и дорсальной хвостовых артерий, парной латеральной хвостовой артерии) у них в целом сходно. Наиболее заметные отклонения от общего плана наблюдаются лишь у бобра обыкновенного (у него нет латеральных хвостовых артерий и вен). Что же касается сегментальных и более мелких сосудов, анастомозов между ними, то тут имеет место значительное разнообразие.

Срединная хвостовая артерия (a. caudalis mediana) — основная магистральная артерия хвоста. У большинства исследованных животных (включая всех полуводных), кроме кролика и крота европейского срединная хвостовая артерия отдает пару боковых стволов, которые на разных уровнях у разных животных могут повторно сливаться с основным стволом в единую магистраль (рис. 1). Срединная хвостовая артерия по ходу отдает парные глубокие и поверхностные ветви (по своей природе эти ветви являются, очевидно, сегментальными артериями, гомодинамными межреберным артериям), посредством которых она соединяется с латеральными хвостовыми артериями. Сегментация четко выражена лишь у ондатры и бобра — ветви отходят на уровне каждого хвостового позвонка (рис. 2, *2*). У всех остальных исследованных животных, включая нутрию и водяную полевку, сегментация нарушается — одна поверхностная ветвь приходится на несколько позвонков. Угол ответвления сегментальных сосудов у исследованных животных изменчив. У кролика и крота, в отличие от других исследованных животных, срединная хвостовая артерия не отдает боковых стволов, а проходит единым сосудом до кончика хвоста.

У всех исследованных наземных животных, как и у полуводных грызунов, в хвосте нами обнаружены прямые артериовенозные анастомозы, а также артериовенозные анастомозы гломусного типа (клубочки). Клубочки, как правило, расположены на вентральной поверхности хвоста и соединяют между собой срединную хвостовую артерию и одноименную вену. Если у большинства из исследованных животных эти клубочки мы наблюдали начиная с уровня середины хвоста, а у наземных животных один клубочек приходится на 3–4 позвонка, то у ондатры клубочки расположены на уровне каждого хвостового позвонка, более того они обнаружены нами и на дорсальной стороне хвоста. Лишь у ондатры обнаружены так называемые сложные клубочки.

Дорсальная хвостовая артерия (a. caudalis dorsalis). Дорсальная хвостовая артерия исследованных животных, формируется в области крестца сегментальными ветвями, отходящими от срединной крестцовой артерии, и представляет собой сосуд среднего диаметра. Она проходит по средней линии дорсальной поверхности хвоста под тонким слоем подкожной жировой ткани и

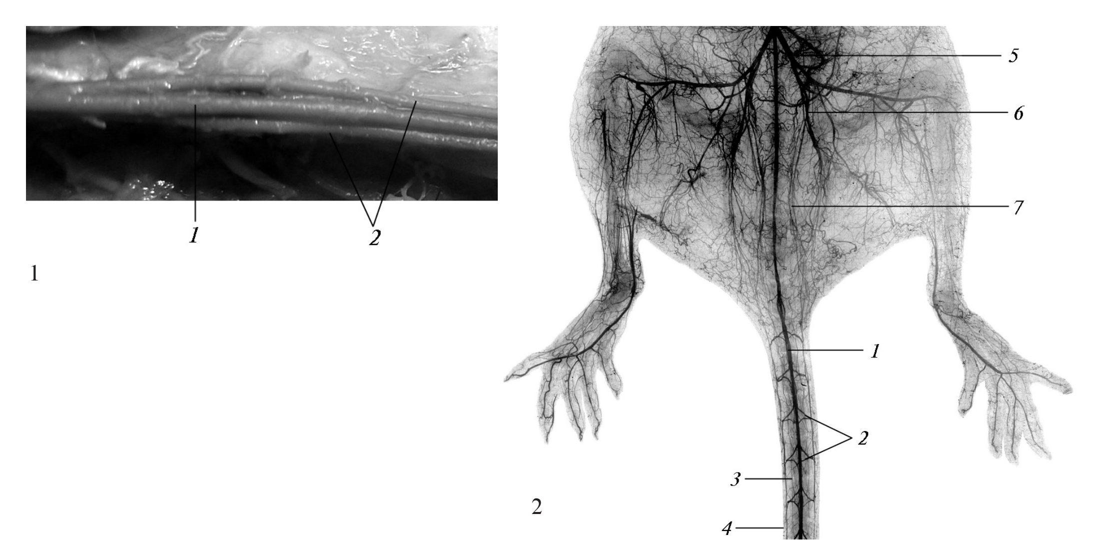


Рис. 1. Срединная хвостовая артерия и ее боковые стволы у *O. zibethica* (инъекция латексом): *1* — срединная хвостовая артерия; *2* — правый и левый боковые стволы, отходящие от срединной хвостовой артерии на уровне 2–3 хвостовых позвонков.

Fig. 1. Median caudal artery and her lateral truncs in the muskrat (latex injection): *1* — median caudal artery; *2* — right and left lateral truncs of median caudal artery on the level 2–3 vertebras of the tail.

Рис. 2. Артериальные сосуды хвоста *O. zibethica*. Рентгенограмма (инъекция свинцовым суриком): *1* — срединная хвостовая артерия; *2* — глубокие ветви срединной хвостовой артерии; *3* — вентролатеральная хвостовая артерия; *4* — латеральная хвостовая артерия; *5* — общая подвздошная артерия; *6* — внутренняя подвздошная артерия; *7* — каудальная ягодичная артерия.

Fig. 2. Arterial vessels of the muskrat's tail. X-ray picture (minium injection): *1* — median caudal artery; *2* — deep branches of median caudal artery; *3* — caudal ventrolateral artery; *4* — lateral caudal artery; *5* — common iliaca artery; *6* — internal iliaca artery; *7* — caudal gluteal artery.

кожи. У полуводных грызунов, а также у серой и белой крысы дорсальная хвостовая артерия может разделяться на два ствола (как и срединная хвостовая) и по ходу снова соединяться в один; у всех остальных исследованных животных она не разделяется и до самого кончика проходит одним сосудом, уменьшаясь в диаметре. Как и срединная хвостовая артерия, дорсальная хвостовая артерия отдает глубокие и поверхностные ветви. Глубокие ветви как у полуводных грызунов, так и наземных животных, отходят от дорсальной хвостовой артерии под углом близким к прямому на уровне каждого хвостового позвонка, то есть сохраняют сегментацию. Поверхностные ветви дорсальной хвостовой артерии, как и поверхностные ветви срединной хвостовой артерии у наземных животных сегментацию не сохраняют. Артериовенозные анастомозы гломусного типа на дорсальной поверхности хвоста у наземных животных не обнаружены.

Латеральная хвостовая артерия (a. caudalis lateralis) — парная. Отходит от каудальной ягодичной артерии (a. glutaea caudalis), которая в свою очередь отходит от внутренней подвздошной артерии (a. iliaca interna) (рис. 2, *6*).

У полуводных грызунов, а также у серой и белой крысы латеральные хвостовые артерии могут разделяться и снова соединятся в один сосуд. У остальных исследованных наземных животных эти сосуды проходят одним стволом среднего диаметра. Латеральные хвостовые артерии анастомозируют со срединной и дорсальной хвостовыми артериями посредством описанных выше глубоких и поверхностных ветвей этих артерий.

Венозное русло хвоста исследованных животных более однообразно. Наиболее существенным отличием представляется отсутствие подкожной хвостовой вены у наземных видов и хорошее ее развитие у полуводных. Очевидно, в связи с этим у большинства из исследованных «наземных» магистральные вены прохо-

дят единым мощным стволом, впадающим во внутренние подвздошные вены. Из других различий можно отметить то, что у полуводных грызунов заметно богаче сеть анастомозов между магистральными сосудами (как венами, так и артериями); сильнее выражена сегментация магистральных сосудов; у полуводных грызунов просвет вен заметно больше, чем у наземных, что свидетельствует об их «депонирующей» функции. Наблюдаются частные различия в углах отхождения от магистральных сосудов сегментальных ветвей.

Гистологические исследования проводили с целью получения информации о структуре сосудистой стенки, ее толщине, толщине оболочек, о величине просвета сосудов, их диаметре. Имея эти данные можно вычислить индексы, характеризующие кровоток в сосудах. Одним из индексов является так называемый индекс Керногана, отражающий отношение толщины средней оболочки к диаметру просвета сосуда и индекс — отношение толщины стенки к диаметру просвета, которые дают дополнительную информацию для функциональной характеристики сосудов.

По гистологическому строению сосуды хвоста всех исследованных животных относятся к мышечному типу. Стенка артерий состоит из трех оболочек. Внутренняя оболочка представлена эндотелиальными клетками, подэндотелиальный слой слабо выражен. Внутренняя эластическая мембрана, расположенная на границе между внутренней и средней оболочкой, хорошо выражена у всех исследованных видов, но у полуводных грызунов она относительно толще, а эластические волокна сильно извитые (рис 3, *1*). Наружная эластическая мембрана, расположенная на границе между средней и наружной оболочной (рис. 3, *2*), хорошо выражена в срединной хвостовой артерии полуводных грызунов (за исключением водяной полевки), а у наземных видов только у емуранчика и серой крысы. В дорсальной и латеральной хвостовых артериях наружная эластическая мембрана у всех исследованных видов не дифференцируется и в некоторых случаях состоит из сети тонких и коротких эластических волокон.

Следует отметить, что у всех исследованных видов средняя оболочка хорошо развита и занимает большую часть стенки артерии (рис. 4). Состоит она из спиралевидно и продольно направленных гладкомышечных клеток и единичных коллагеновых и эластических волокон. Отличия касаются развития компонентов

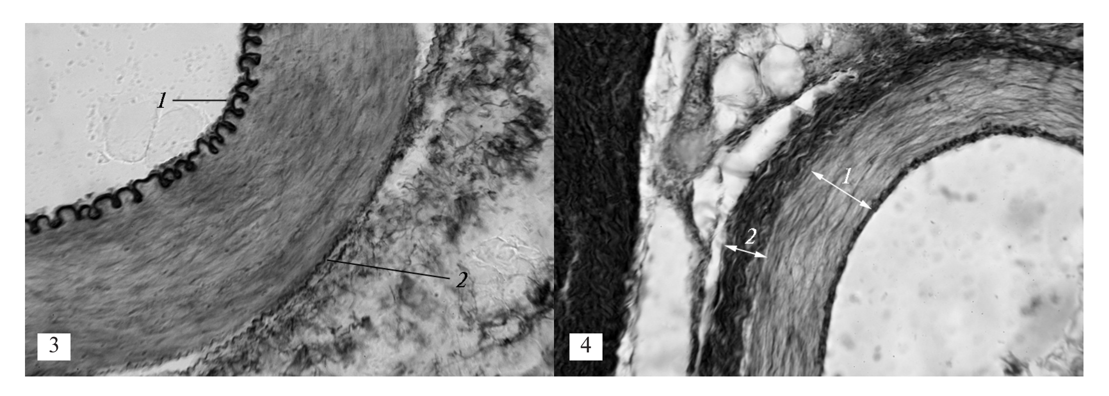


Рис. 3. Поперечный срез срединной хвостовой артерии *C. fiber*: *1* — внутренняя эластическая мембрана; *2* — наружная эластическая мембрана. Окраска орсеином по Унна-Тенцеру; x 220.

Fig. 3. Transverse cut of the median caudal artery of the beaver: *1* — internal elastical membrane; *2* — external elastical membrane. Staining with orsein by Unna-Tenser; x 220.

Рис. 4. Поперечный срез срединной хвостовой артерии *M. coypu*: *1* — средняя оболочка; *2* — наружная оболочка. Окраска по Ван-Гизон; x 220.

Fig. 4. Transverse cut of median caudal artery of the nutria: *1* — middle membrane; *2* — external membrane. Staining by Van-Gizon; x 220.

средней оболочки, главным образом гладкомышечных клеток. В срединной хвостовой артерии в сравнении с дорсальной и латеральной хвостовыми артериями у всех исследованных видов количество гладкомышечных клеток больше; в свою очередь у полуводных грызунов (за исключением водяной полевки), количество гладкомышечных клеток относительно больше, чем у наземных видов, хотя относительные показатели толщины средней оболочки у них отличаются не существенно.

Наружная оболочка исследованных артерий состоит главным образом из коллагеновых волокон, а также единичных эластических волокон и занимает значительно меньшую долю стенки артерий, чем средняя оболочка.

В результате морфометрических расчетов на различных участках исследованных артерий установлено, что по мере удаления от проксимального участка артерий наблюдается относительное увеличение средней оболочки и уменьшение наружной как у полуводных грызунов, так и у наземных видов.

Мышечное строение артериальных сосудов хвоста исследованных видов с их возможностью полного раскрытия или закрытия просвета играет важную роль в перераспределении кровотока.

Морфометрические показатели (табл. 1) свидетельствуют, что латеральные хвостовые артерии, в сравнении со срединной и дорсальной хвостовыми артериями, более тонкостенны, имеют больший просвет и более высокий показатель индекса Керногана. У полуводных грызунов, по сравнению с наземными более высокие показатели отношения толщины стенки к диаметру просвета и индекс Керногана. Это указывает на то, что артерии хвоста полуводных грызунов более тонкостенные с широким просветом, в следствие чего и их растяжимость будет больше, вмещая большее количество циркулирующей крови.

Венозные сосуды хвоста, как и артериальные сосуды, относятся к мышечному типу строения. Стенка вен состоит из трех оболочек, но границы между ними по сравнению с артериями не так четко выражены.

Внутренняя оболочка состоит из эндотелиальных клеток, подэндотелиальный слой, как и у артерий слабо выражен.

В противоположность артериям в стенке вен лучше развита наружная оболочка и несколько слабее средняя. В наружной оболочке коллагеновые волокна преобладают над эластическими. Средняя оболочка состоит из гладкомышечных клеток и элементов соединительной ткани. В срединной хвостовой вене гладкомышечных клеток относительно больше, чем в дорсальной и латеральных хвостовых венах. У полуводных грызунов во всех исследованных венах количество гладкомышечных клеток относительно больше, чем у наземных видов. Внутренняя эластическая мембрана очень тонкая и обнаружена только у полу-

Таблица 1. Морфометрические показатели магистральных сосудов хвоста исследованных животных ($p < 0{,}001$)

Table 1. Morphometrical index of main vessels of the tail investigated animals ($p < 0.001$)

Название сосуда	Отношение толщины стенки к диаметру просвета		Индекс Керногана	
	Полуводные грызуны	Наземные виды животных	Полуводные грызуны	Наземные виды животных
a. caudalis mediana	5,07 ± 0,1	3,7 ± 0,1	8,6 ± 0,2	6,2 ± 0,2
a. caudalis dorsalis	5,1 ± 0,2	3,2 ± 0,2	8,9 ± 0,4	5,4 ± 0,3
a. caudalis lateralis	7,2 ± 0,2	4,8 ± 0,2	12,5 ± 0,4	8,8 ± 0,5
v. caudalis mediana	21,2 ± 0,6	11,1 ± 0,4	55,4 ± 2,7	28,4 ± 1,3
v. caudalis dorsalis	16,1 ± 0,4	7,3 ± 0,4	43,8 ± 1,5	23,9 ± 1,7
v. caudalis lateralis	20,9 ± 0,4	11,8 ± 0,4	53,2 ± 2,1	28,0 ± 1,2

водных грызунов в срединной хвостовой вене. Наружную эластическую мембрану заменяет сеть эластических волокон.

В венозных сосудах хвоста различия в морфометрических показателях полуводных грызунов и наземных видов более выражены, чем в артериальных сосудах (табл. 1). Считаем, что это связано с функцией депонирования крови во время ныряния и функцией терморегуляции.

Функциональное значение описанных особенностей организации сосудистого русла хвоста (обсуждение)

Выше внимание было акцентировано на разделении у полуводных грызунов магистральных сосудов на несколько параллельных стволов с многочисленными анастомозами между ними. По мнению В. П. Галанцева (1988), такая структура сосудов ведет к увеличению суммарного просвета кровеносного русла и является важным компенсаторным приспособлением для выравнивания кровяного давления в сосудах.

Кровоснабжение органов и тканей частично регулируется и углом отхождения сосудов, идущих к определенному органу от основного ствола. Принято считать, что острые углы отхождения сосудов и прямой их ход уменьшают потерю давления в местах отхождения этих сосудов (Туманов, 1974). В хвосте исследованных нами полуводных грызунов углы отхождения сосудов от магистральных стволов более острые (45–60°) по сравнению с аналогичными у наземных животных (60–90°).

Организация и функционирование кровеносного русла во многом определяется системой анастомозов между магистральными, магистральными и периферическими сосудами. В хвосте исследованных животных мы обнаружили множество различных анастомозов: между магистральными сосудами и стволами от них отходящими; между срединной хвостовой артерией, дорсальной и латеральными хвостовыми артериями; между глубокими и поверхностными ветвями сегментальных сосудов; между ветвями второго, третьего порядка. Это анастомозы между артериями или артерио-артериальные анастомозы. Между артериями и венами в хвосте полуводных грызунов обнаружены прямые артериовенозные анастомозы, которые образуются как между артериальными и венозными магистралями, так и их ветвями. Через прямые артериовенозные анастомозы кровь направляется в обход тех отделов сосудистой системы (капилляры, артериолы, венулы), в которых, как известно, сопротивление кровотоку повышенное и на преодоление которого расходуется большая часть работы сердечной мышцы.

Отмечено превалирование артериовенозных анастомозов в дистальной трети хвоста полуводных животных. В этом наши данные совпадают с данными Р. Гиммила (Gemmel, 1977), исследовавшего кровоток в хвосте крысы. Однако есть и другие данные. Так Г. Ванхаут с соавт. (Vanhoutte et al., 2002) утверждают, что артериовенозных анастомозов в хвосте крысы больше у его основания, аргументируя это тем, что в этой зоне артериовенозные анастомозы более эффективны для обмена тепла, чем на кончике хвоста. Наша аргументация: хвост, а тем более его кончик, наиболее удаленные от сердца части тела. Исследованные нами животные при очень низких температурах среды, а такое нередко случается в наших широтах, подвергаются риску обморожения хвоста и прежде всего его кончика. Обильные прямые артериовенозные анастомозы в дистальной части хвоста способны существенно увеличить кровоток в этом участке, предотвращая промерзание тканей. Кроме того, высокое давление в артериях через эти анастомозы передается в венозное русло, способствуя более быстрому оттоку охлажденной венозной крови (Рывкин, 1955).

В хвосте исследованных животных обнаружены артериовенозные анастомозы гломусного типа. Впервые описал эти структуры и дал название Д. Арнольд (Arnold,

1865 цит. по: Schumacher, 1908) Он обнаружил их у разных видов млекопитающих (собаки, кошки, выдры, белки обыкновенной, кролика, крысы) в дистальном отделе хвоста. Поэтому и назвал их «glomeruli caudales». Позже Г. Гойер (Hoyer, 1877 цит. по: Schumacher, 1908) детально описал гистологическое строение этих анастомозов, рассматривая их как специальное приспособление для регулирования периферического кровообращения и связанной с ним периферической температуры. О. Гросер (Grosser, 1901 цит. по: Schumacher, 1908) рассматривал артериовенозные анастомозы гломусного типа как своего рода вентили, регулирующие давление крови, а также подчеркивал теплорегулирующую роль этих анастомозов тем фактом, что они полностью отсутствуют у рептилий. Данные С. Шумахера (Schumacher, 1908) совпали с результатами исследований Д. Арнольда и Г. Гойера. Исследуя кровеносную систему хвоста павиана, макаки, собаки, кота, рыси, хорька, кролика и белой крысы он сделал вывод, что «glomeruli caudales» расположены одинаково у всех животных. Наибольшее количество артериовенозных анастомозов гломусного типа было обнаружено на срединной хвостовой артерии в дистальной части хвоста, а на самом кончике хвоста эти анастомозы увеличивались в размерах и количестве.

Результаты наших исследований в основном совпадают с результатами перечисленных авторов. Артериовенозные анастомозы гломусного типа мы наблюдали у всех исследованных видов, начиная с середины хвоста. Однако у ондатры эти анастомозы расположены начиная с уровня второго-третьего хвостовых позвонков и только у ондатры артериовенозные анастомозы гломусного типа обнаружены нами, кроме срединной, еще и на дорсальной хвостовой артерии в дистальном ее отделе.

В середине XX ст. впервые в плавниках китообразных была обнаружена и описана так называемая противоточная система кровотока (Томилин, 1951), способствующая сохранению тепла. Позднее была описана так называемая распределительная система тока крови (Roberts et al., 2002). В настоящее время можно говорить о двух системах тока крови: «противоточной» и «распределительной». Сущность последней сводится к следующему. При высокой температуре глубокие сосуды сокращаются, а при низкой расширяются. Поверхностные сосуды, наоборот, расширяются при высокой температуре и сокращаются при низкой. Авторы считают, что эта система более универсальна и играет важную роль в процессах сохранения и отдачи тепла. В результате, когда нужно сохранить тепло, кровоток проходит в основном по глубоким сосудам и, наоборот, при необходимости рассеивания излишнего тепла кровоток проходит по поверхностным сосудам. В распределительной системе глубокие артерии сопровождают одна или несколько вен, поверхностные же артерии расположены на небольшом расстоянии друг от друга, что позволяет интенсифицировать процесс отдачи тепла.

Мы обращаем внимание на то, что у полуводных грызунов хорошо развиты как глубокие, так и поверхностные артериальные и венозные ветви, отходящие от магистралей хвоста. Глубокие ветви расположены сегментально на уровне каждого хвостового позвонка у всех исследованных нами видов. Поверхностные ветви имеют сегментальное расположение только у ондатры и обыкновенного бобра, кроме того, заметно преобладают над глубокими не только по относительно большему их калибру, но и по более широким зонам ветвления. Это может свидетельствовать о том, что основной отток венозной крови происходит по системе поверхностных вен, хотя обе системы не являются полностью изолированными, а через латеральные хвостовые вены поверхностный венозный отток имеет сообщение с системой глубоких вен. Поверхностные артериальные и венозные ветви расположены параллельно поверхности кожи, что также является важным моментом в процессе терморегуляции.

Если оценивать систему кровотока у исследованных нами полуводных животных с позиции, обозначенной М. Робертсом, то все они имеют распреде-

лительную систему. Следует подчеркнуть, что эта система терморегуляции является равноуспешной как для рассеивания тепла, так и для его сохранения.

Выводы

Терморегуляторная функция хвоста обеспечивается главным образом сегментальными сосудами и их ветвями, отходящими от срединной и дорсальной хвостовых артерий, а также многочисленными анастомозами между различными сосудами. Сегментальные сосуды развиты у исследованных животных неодинаково, наиболее они развиты у ондатры и бобра. Наличие многочисленных прямых анастомозов между сосудами различного ранга (магистральные, сегментальные, периферические), в том числе и гломерулярных анастомозов, позволяет оперативно влиять на режим и скорость кровотока в сосудах хвоста, что является важным условием для выполнения функции терморегуляции.

Сосудистое русло хвоста исследованных животных построено по распределительному типу, что обеспечивает не только сохранение тепла (что характерно для противоточной системы), но и его эффективное рассеивание в условиях перегрева.

К основным морфологическим признакам сосудов хвоста, имеющим отношение к функции терморегуляции, относим: разделение как венозных, так и артериальных магистралей на несколько стволов; наличие относительно большего количества различных анастомозов между сосудами; преобладающее большинство острых углов между магистралями и их ветвями; наличие хорошо развитых глубоких и поверхностных артериальных и венозных ветвей магистралей; хорошее развитие внутренней и наружной эластических мембран в стенке срединной хвостовой артерии у полуводных грызунов, в сравнении с наземными (кроме емуранчика и серой крысы); большее количество гладкомышечных клеток в средней оболочке сосудов; одноименные хвостовые артерии полуводных грызунов более тонкостенные, имеют большой просвет и более высокий индекс Керногана и отношение толщины стенки к диаметру просвета по сравнению с таковыми наземных.

Галанцев В. П. Адаптации сердечно-сосудистой системы вторичноводных амниот. — Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1988. — 195 с.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — Минск : Вышэйш. шк., 1973. — 318 с.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. — М. : Изд-во иностр. лит., 1953. — 718 с.

Рывкин А. В. Артериовенозные анастомозы (типа замыкающих артерий) как приспособительное явление // Докл. АН СССР. — 1955. — **102**, № 4. — С. 849.

Томилин А. Г. О терморегуляции у китообразных // Природа. — 1951. — № 6. — С. 55—58.

Туманов И. Л. Морфо-функциональные особенности кровеносной системы куньих // Функциональная морфология млекопитающих. — Л. : Наука, 1974. — **54**. — С. 123—147.

Gemmel R. T. Cutaneous arteriovenous anastomoses present in the tail but absent from the ear // J. Anatomy. — 1977. — **124**. — P. 355—358.

Johansen R. Heat exchange through the muskrat tail. Evidence for vasodilatator nerves to the skin // Acta Physiol. and Biochem. — 1962. — **55** (2/3). — P. 161—169.

O'Leary D. S., Johnson J. M., Taylor J. M. Mode of neural control mediating rat tail vasodilation during heating // J. Applied Phisiology. — 1985. — **59**. — P. 1533—1538.

Owens N. C., McAllen R. M. Factor controlling sympathetic drive to the ratЧs tail // Proceedings of the Australian Neuroscience Society. — 2000. — **11**. — P. 43.

Schumacher S. Uber das Glomus coccygeum des Menschen und die Glomeruli caudales der Saugetiere // Arch. Micr. Anat. — 1908. — **71**. — S. 58—115.

Steen Y., Steen J. Thermoregulatory importance of beaver's tail // Comp. Biochem. Phisiol. — 1965. — **15**. — P. 267—270.

Vanhoutte G., Verhoye M., Raman. E. et al. In-vivo non-invasive study of the thermoregulatory function of the blood vessels in the rat tail using magnetic resonance angiography (MRA) // Biomedicine. — 2002. — **15**. — P. 263—269.